

ФАКУЛЬТАТИВНАЯ ИМАГИНАЛЬНАЯ ДИАПАУЗА
У БЛОХ *XENOPSYLLA CONFORMIS* (SIPHONAPTERA)

К. П. Кадацкая

Азербайджанская противочумная станция, Баку

Установлено, что сигналом для прекращения размножения и наступления диапаузы у *X. conformis* является снижение температуры в период формирования имаго в стадии куколки. Выход блох из диапаузы осуществляется при повышении температуры, при которой блохи находятся в состоянии диапаузы.

Явление диапаузы известно для многих видов членистоногих. Различают несколько его типов. Анализ литературных данных позволяет сделать вывод, что под диапаузой понимается такое состояние в жизненном цикле насекомого, которое характеризуется, главным образом, снижением активности питания, обменом веществ, задержкой созревания яиц, позволяющее переживать неблагоприятные условия внешней среды (Данилевский, 1961).

В настоящем сообщении приводятся материалы изучения диапаузы у блох *X. conformis* Wagn., паразитирующих на краснохвостых песчанках в Восточном Закавказье. Этот вид блох наиболее многочислен на краснохвостых песчанках во все сезоны года. Имаго в норах распределяются преимущественно по ходам. В их годовом цикле в условиях Восточного Закавказья характерно два периода активности: высокий и низкий. Высокая активность приурочена к теплomu времени года (весна и лето), когда блохи активно нападают на зверьков, быстро переваривают пищу, имеют небольшие жировые включения и активно размножаются. Наиболее массовый выход имаго приурочен к лету и осени. В холодное время года блохи, выплывшие осенью, не размножаются, имеют обильные жировые включения в жировой ткани, мало привязаны к зверькам.

Наибольший процент размножающихся самок блох ежегодно приходится на период с апреля по август. В сентябре процент самок со зрелыми яйцами резко снижается, а с ноября по январь включительно размножающиеся самки в сборах уже не встречаются. Смена периодов размножения и генеративного покоя происходит регулярно из года в год и, следовательно, представляет собой важную закономерность жизни блох данного вида.

Известно, что в размножении блох основную роль играет присутствие зверька, его активность в передвижении по ходам нор, где в основном обитают норовые блохи рода *Xenopsylla* (Загнибородова, 1968; Новокрещенова, 1970). Кроме этого, для развития преимагинальных фаз и активности размножения имаго блох большое значение имеет температура окружающей среды. В соответствии с этим нами были проведены опыты для выяснения влияния внешних условий на ход размножения у блох *X. conformis* при постоянном их содержании со зверьком.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Блох *X. conformis* для опыта брали из природы и содержали в инсектариях 40×40 см, куда насыпали песок 1—1.5 см и устанавливали деревянный домик, размером (20×20 см) с гнездом и 1—2 выходами. Краснохвостых песчанок содержали без воротника на шее, так что они могли свободно передвигаться по инсектарии.

Наблюдения проводили осенью 1964 г. и весной 1965 г. Блох для опыта собирали из нор краснохвостой песчанки: а) в сентябре—октябре, когда в природе размножение *X. conformis* полностью еще не прекратилось; б) с ноября по март, когда у блох в природе размножение еще не начиналось; в) в середине марта при появлении первых размножающихся самок.

Размножение и изменение жирового тела у блох *X. conformis*

Дата сбора блох в природе	Температура в норах (в °C)	Всего собрано самок	Дата наблюдения в лабораторных условиях	Условия содержания блох		Всего просмотрено	Число размножающихся самок (в %)	Процент особей с жировым телом 4—5 баллов
				температура (в °C)	влажность воздуха (в %)			
11 IX	19—21	94					19.1	20.0
15 IX	19—21	75	14—23 IX	21—24	98—100	142	35.2	54.0
			16—19 IX	21—24	50—65	33	0	39.0
			21—23 IX	21—24	50—65	51	21.2	70.0
			25 IX—12 X	21—24	98—100	110	74.5	40.0
22 IX	19—20	119					86.4	16.3
			22—25 IX	19—21	75—80	47	1.6	75.0
			26 IX—12 X	19—21	75—80	144	17.0	77.0
			13 X—22 X	22—24	63—65	26	43.7	65.4
29 IX	19—21	152					65.4	50.0
			29 IX—3 X	18—19	80—95	109	0	97.0
			4 X—24 X	17—19	80—95	325	0.91	96.0
			25 X—30 X	14—19	80—95	62	2.5	97.0
10 X	17—19	80					0	100.0
			10 X—12 X	22—24	63—74	56	0	100.0
			13 X—23 XI	20—21	50—65	361	16.1	84.0
25 XI	10—13	34					44.0	60.0
			26 XI—30 XI	16—20	40—50	29	0	100.0
			1—3 XII	18—20	60—70	29	0	100.0
			4 XII—15 XII	16	60—70	22	20.7	87.0
			19 XII—29 XII	19	60—70	68	9.9	100.0
1 XII	5—7	41					33.8	71.0
			1 XII—10 XII	16—18	60—78	32	0	100.0
			11 XII—22 XII	16—19	47—70	30	12.5	88.0
15 I	0—5	52					73.3	27.0
			15 I—19 I	19	92	35	0	100.0
			22 I—4 II	16—20	80—92	93	0	100.0
8 I	0—5	43					85.9	14.0
			8 I—11 I	17—19	45—50	29	0	100.0
			14 I—28 I	19—20	40—52	87	0	69.0
5 II	3—5	80					71.0	23.0
			9—12 II	18—20	35—40	102	0	100.0
			13 II—15 III	5—12	55—75	76	73.5	30.0
22 II	3—5	30					86.0	14.0
			3—15 III	5—14	60—70	32	0	100.0
25 II	3—5	50					97.5	3.0
			26 II—2 III	11—12	58—60	40	0	100.0
			3 III—8 III	8—9	56—72	35	10.0*	90.0
17—25 III	4—8	86					94.3**	6.0
			22 III—5 IV	10—20	60—70	90	1.2	100.0
21 III	4—8	42					81.0—97.0	14—3
			26 III—16 IV	5—8	100	66	0	100.0
25 III	4—8	40					66.0—91.0	30.0—8.0
			29 III—16 IV	18—20	100	134	0	100.0
23 III	4—8	36					66.0—95.0	30.0—4.0
			28 III—5 IV	5—8	70	28	0	100.0
							43.0—100.0	50.0—2.0

Примечание. Звездочка — зверька ограничивали в передвижении; две звездочки — не ограничивали.

Перед опытом каждый раз у самок оценивали генеративное состояние, а также обилие жировых включений в жировой ткани, определяющиеся по 5-балльной шкале (Ширанович, 1950). Эти просмотры одновременно служили контролем к опытам, проводимым при других условиях, чем в норах песчанок.

Опыты проводили при температуре от 5—12 до 22—24° и относительной влажности воздуха 35—100%. Всего из нор песчанок для опыта было взято *X. conformis* 1054 самки, проведено 3577 регистраций (см. таблицу), к подопытным самкам было посажено 420 самцов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим наблюдениям, проведенным осенью 1964 г. и весной 1965 г. было выяснено, что в Кобыстане размножение *X. conformis* прекратилось 22—26 сентября. Температура воздуха в это время во входах нор краснохвостой песчанки была днем 21°, ночью 19°, влажность воздуха 78%. На Апшероне размножение прекратилось между 5—9 октября при температуре в норах 17—19°, и влажности воздуха 76—85%.

В январе 1965 г. температура воздуха в жилой норе песчанки равнялась 4—5°, влажность воздуха 90—96%. Весна была затяжной и холодной. В марте температура воздуха не поднималась выше 5—8°. Первые самки с увеличенными ооцитами появились 9—10 марта, массовое размножение началось только 17—18 марта.

Эти данные дают основание предполагать, что состояние низкой активности, характерное для *X. conformis* в осенне-зимний сезон (отсутствие размножения, наличие обильных жировых включений в жировой ткани, более четкая зависимость от непосредственного воздействия внешних условий), действительно является приспособлением к переживанию имаго в холодную часть года. Однако, как следует из лабораторных наблюдений, диапауза не является обязательной для блох и при оптимальной для развития этого вида температуре обычно не наступает.

Наши наблюдения показали (см. таблицу), что блохи, взятые из природы в сентябре, когда размножение еще полностью не закончилось, и содержащиеся при температуре, которая была выше, чем в норах в момент их добычи, не прекращали размножаться. Через 8, 19 и 21 день большая часть самок была с увеличенными ооцитами. В этих условиях блохи продолжали размножаться и в октябре, когда в природе размножающиеся самки не встречались. При изменении температуры до уровня, соответствующего температуре воздуха нор в момент добычи блох, число размножающихся самок сокращалось, основная часть блох имела обильные жировые включения. Однако при повышении температуры в этих опытах на 3—5° увеличивалось число размножающихся самок и уменьшалось количество блох с обильными жировыми включениями.

Нами были также взяты из природы блохи в конце сентября, в момент полного прекращения размножения. В этот период во входах нор температура воздуха была 19—21°, влажность воздуха 78%. При их содержании в условиях температуры на 2—5° ниже той, какая была во входах нор, и при относительной влажности воздуха 80—95%, на 4-й день у единичных особей отмечались увеличенные яйцеклетки, но полного созревания яиц не происходило. В этом случае через 25 дней все блохи находились в состоянии диапаузы и особи с увеличенными ооцитами не встречались. Все блохи имели обильные жировые включения. Содержание блох при более высокой температуре (22—24°), чем в природе (17—19°), и влажности в пределах 50—75% приводило к размножению от 16 до 44% особей.

Блохи, взятые из природы в состоянии диапаузы в ноябре и декабре при повышении температуры, начинали размножаться на 8—9-й дни. Решающим фактором была температура. При ее увеличении в условиях различной влажности увеличивалось и число размножающихся самок.

Блохи, взятые из природы в январе и феврале, выходили из этого состояния при температуре 5—20° и на 6—10-й дни большая часть самок приступала к размножению.

Блохи, взятые из природы в середине и конце марта, т. е. уже в начале размножения, при содержании в лаборатории в разных температурных условиях (5—8°, 18—20°) быстро выходили из диапаузы и на 4—5-й дни большая их часть приступала к откладке яиц. Через 7—26 дней в размножении участвовало 91—100% самок.

Кроме того, были проведены наблюдения за влиянием подвижности зверька на активность размножения блох. Для этого, в отличие от предыдущих опытов, когда зверьки могли свободно передвигаться по инсектарию, в первые 6 дней его выпускали из домика только на 2 ч один раз в сутки. В этом опыте у блох, взятых из природы в конце февраля и содержавшихся при температуре 11—12°, через 6 дней увеличенные яйцеклетки отмечены только у 10% особей. В то же время в условиях свободного передвижения зверька, даже при более низкой температуре (8—9°), через неделю почти все самки блох приступили к размножению. Из этого следует, что, помимо температуры, на активность размножения блох большое влияние оказывает активность зверька.

При содержании блох в условиях, близких к природным, было выяснено, что при нарастании температуры от весны к лету (май—июль), когда имаго блох выплываются при более высокой температуре или равной той, при которой происходил метаморфоз, размножение у блох прогрессирует. В конце августа и начале сентября часть выплывшихся особей, преимагинальное развитие которых завершилось при той же температуре, что и выплод, приступали к размножению. Некоторые из них продолжали размножаться до конца сентября и в октябре, а у отдельных особей увеличенные яйцеклетки наблюдались и в начале ноября. У таких, единично оставшихся на зиму особей, размножение прекращается в силу снижения активности питания, наступившее вслед за снижением активности зверьков. В данном случае они впадают в зимовочное состояние в отличие от факультативной диапаузы, которая наступает при воздействии неблагоприятных условий лишь на предыдущих фазах развития.

Приведенные данные позволяют сделать следующее заключение. В природе откладка яиц у *X. conformis* начинается с незначительным потеплением в феврале, марте. С повышением температуры воздуха интенсивность размножения нарастает. Со снижением температуры в конце лета, начале осени размножение замедляется и в сентябре практически прекращается.

Сигналом для прекращения размножения является снижение температуры в период формирования имаго на стадии куколки. Имаго, выплывшиеся в условиях более низкой температуры, чем та, при которой развивались преимагинальные стадии, не приступают к размножению и впадают в состояние факультативной имагинальной диапаузы. В последующем, по мере понижения температуры в природе, это состояние блох углубляется. Единичные, оставшиеся в живых особи предыдущих поколений, выплывшиеся до осеннего снижения температуры и приступившие к размножению, продолжают размножаться в сентябре и октябре.

Таким образом, диапаузируют в основном блохи осенней генерации, выплывшиеся в сентябре — ноябре и не приступавшие в данном году к размножению. Выход блох из факультативной имагинальной диапаузы осуществляется при повышении температуры, при которой блохи находятся в состоянии диапаузы. Поэтому осенью, чтобы вывести блох из состояния диапаузы, требуется более высокая температура 20—22° на протяжении 8—9 дней. Чем ниже температура воздуха, тем блохи быстрее выходят из состояния диапаузы при незначительном повышении температуры на 3—5°. Это особенно важно в эпидемиологическом отношении. В теплые зимы, вышедшие из диапаузы блохи, становятся активными переносчиками чумы, что имело место в прошедших эпизоотиях в Закавказском равнинно-предгорном очаге. В Кобыстанском и Джейранчельском мезоочагах из 246 штаммов возбудителя чумы, выделенных на протяжении двух лет от *X. conformis*, 148 получено в теплую зиму 1965/66 г. (Кадацкая, 1969), чего не наблюдалось в другие эпизоотические годы с холодной зимой.

Мы не обнаружили заметного влияния влажности воздуха на прекращение размножения *X. conformis*.

По нашему мнению, у блох *Xenopsylla skryabini*, вероятно, так же как у *X. conformis*, имеется факультативная имагинальная диапауза. Однако Старожикой (1970) не удалось вывести осенью блох из диапаузы, так как опыты были проведены при низкой температуре +10—17°, которая, напротив, способствует наступлению диапаузы в этот период. Не совсем точно оцениваются

этим автором и результаты опыта с высокой температурой (27—28°), при которой блохи выведены из диапаузы. Подобные температуры обычны для летнего периода, характеризующегося активным размножением и короткой продолжительностью жизни блох данного вида и отнюдь не являются сублетальными для блох, как об этом пишет автор.

Л и т е р а т у р а

- Д а н и л е в с к и й А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., ЛГУ, 1961. 243 с.
- З а г н и б о р о д о в а Е. Н. Многолетнее изучение экологии блох большой песчанки на юге Центральных Каракумов. — В кн.: Грызуны и их эктопаразиты, Саратов, 1968, с. 78—86.
- К а д а ц к а я К. П. Экология блох краснохвостой песчанки южных предгорий Большого Кавказа в связи с их ролью в эпизоотологии чумы. — Автореф. канд. дис. Саратов, 1969. 16 с.
- Н о в о к р е щ е н о в а Н. С. Блохи большой песчанки как переносчики чумы. — Автореф. докт. дис. Саратов, 1970. 58 с.
- С т а р о ж и ц к а я Г. С. Диапаузы у блох рода *Xenopsylla* и ее эпидемиологическое значение. — Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1970, вып. 3, с. 148—155.
- Ш и р а н о в и ч П. И. Фауны и экология блох (Aphaniptera) Северо-Западного Прикаспия в связи с их ролью в эпизоотологии чумы. — Автореф. канд. дис., 1950. 16 с.

FACULTATIVE IMAGINAL DIAPAUSE IN FLEAS OF *XENOPSYLLA* *CONFORMIS* (SIPHONAPTERA)

К. Р. Kadackaja

S U M M A R Y

The factors favouring the cessation of reproduction in *X. conformis* are laid in the preimaginal state. The drop in temperature during the formation of imago at the pupal stage is a signal for the cessation of reproduction. Imagos hatched at a temperature lower than that of developmental conditions of preimaginal stages do not start reproduction and enter facultative imaginal diapause state. With further decrease in temperature the state of fleas intensifies. With the rise of temperature fleas come out of diapause. In autumn coming out of diapause begins at a temperature higher than 20°, on the 8th—9th day. The lower air temperature the more rapid is coming out of diapause, at a rise of temperature of 3 to 5°.
